

**OBSERVATIONS SUR L'OSTÉOLOGIE
ET LA CLASSIFICATION
DES ACROCHORDIDAE (SERPENTES)**

Par ROBERT HOFFSTETTER

avec la collaboration de YVETTE GAYRARD (M^{me}).

INTRODUCTION.

En 1963, un voyage à Munich m'a permis d'observer les restes de Serpents récoltés par la Mission R. DEHM, Th. zu CËTTINGEN et H. VIDAL (1955-56) dans le Néogène du Pakistan (couches des Siwaliks). Un échantillonnage m'a été confié pour étude par le Professeur R. DEHM. La presque totalité des restes sont des vertèbres d'un *Acrochordus* géant, dont la description sera publiée prochainement dans le Bulletin de la Société Géologique de France. Au préalable — et c'est l'objet de la présente note — il convient de donner quelques précisions sur l'ostéologie et la classification des Acrochordidae modernes.

LA FAMILLE DES *Acrochordidae* BONAPARTE 1838.

C'est à tort que les ouvrages classiques attribuent à JAN (1863) la création de la famille des Acrochordidae. En fait, l'auteur du nom est C. L. BONAPARTE. Celui-ci (1831 *a*, pp. 65 et 74 ; 1831 *b*, pp. 134 et 148) a d'abord fondé, pour le genre *Acrochordus*, la sous-famille des *Acrochordina*, placée dans les Colubridae. Par la suite (1838, p. 124) il a proposé une famille propre, nommé *Acrochordidae*¹ et constituée par la seule sous-famille des *Acrochordina*.

A l'origine, la sous-famille puis la famille ont été créées pour le seul genre *Acrochordus*, avec l'unique espèce *A. javanicus*. On classait alors le genre *Chersydrus*, considéré comme voisin, mais venimeux, parmi les « Hydridae ». SCHLEGEL (1837) a relevé l'erreur : *Chersydrus* n'a pas de crochets venimeux et il est très proche d'*Acrochordus* (au point que SCHLEGEL considère qu'il n'est pas génériquement distinct). De ce fait,

1. Il est difficile de préciser la date de cette proposition, qui a été faite par BONAPARTE dans son *Systema Vertebratorum*, lu le 7 novembre 1837 devant la Société Linnéenne de Londres. Cette classification a été publiée d'une part sous forme d'un opuscule daté de 1840, d'autre part sous un titre anglais, dans le vol. 18 des *Transactions* de ladite Société. Mais, entre temps, des résumés du même travail ont été insérés dans diverses revues scientifiques et diffusés dans des tirés-à-part non datés. Il ne semble pas, cependant, qu'aucun d'eux soit antérieur à 1838. On notera aussi que, dans quelques publications, le nom de la famille apparaît sous la forme incorrecte « Achrochordidae ».

les deux genres, rapprochés ou confondus, constituent la famille des Acrochordidae. C'est encore la conception admise par COPE (1864, 1886).

Par contre, dès 1854, DUMÉRIL & BIBRON placent dans leur famille des « Acrochordiens » non seulement *Acrochordus* et *Chersydrus*, mais aussi *Xenodermus*. Cette compréhension est adoptée par JAN (1863), qui reprend la désignation latine Acrochordidae. BOULENGER (1890, 1893) ajoute aux précédents les genres *Stoliczkaia* et *Nothopsis*, et interprète l'ensemble comme une sous-famille (*Acrochordinae*) des Colubridae, conception que les auteurs ont acceptée pendant un demi-siècle et que certains admettent encore.

Cependant, M. SMITH (1939) souligne l'hétérogénéité du regroupement. Revenant à l'acception ancienne, il restreint les Acrochordinae (toujours placés dans les Colubridae) aux deux genres *Acrochordus* et *Chersydrus*. Un peu plus tard, le même auteur (1943) réunit les deux genres en un seul.

Avec quelques variantes, la conception de M. SMITH a été adoptée par la plupart des auteurs modernes. Quelques points cependant prêtent encore à discussion :

1^o Beaucoup d'auteurs ont suivi SCHLEGEL (1837) et SMITH (1943) en incluant *Chersydrus* dans le genre *Acrochordus*. D'autres maintiennent les deux genres séparés. Nous verrons plus loin que l'ostéologie apporte de sérieux arguments en faveur de cette dernière position.

2^o Selon les auteurs, l'ensemble des deux genres constitue une sous-famille ou une famille. L'étude anatomique (voir ci-après) montre qu'il s'agit d'un groupe très isolé, justifiant une famille particulière.

3^o Depuis BOULENGER, les affinités des Acrochordinae avec les Colubridae n'ont pas été mises en doute. Même les auteurs qui ont séparé les premiers dans une famille propre (Acrochordidae) placent celle-ci au voisinage des Colubridae.

On rappellera cependant que, selon SCHLEGEL (1837), *Acrochordus* (incl. *Chersydrus*) s'accorderait fondamentalement avec les Boïdae, dont il différerait essentiellement par son adaptation à la vie aquatique.

Récemment le Dr. G. UNDERWOOD (lettres de 1963 et 1964) a bien voulu m'exposer ses idées à ce sujet et m'autoriser à en faire état. Selon lui, les Acrochordidae ne sont pas des Cænophidiens, mais des Héno-phidiens. Ils présentent en effet trois caractères fondamentaux qui justifient ce reclassement : a) parasphénoïde exclu de la bordure du foramen optique ; b) présence de deux carotides communes, droite et gauche ; c) présence d'une paire d'artères intercostales dans chaque segment du corps¹. Nous reviendrons sur cette intéressante suggestion après avoir passé en revue les divers traits ostéologiques des Acrochordidae.

Nota. — L'ensemble *Acrochordus* + *Chersydrus* (c'est-à-dire les Acrochordidae dans leur acception actuelle) a reçu d'autres noms. RITGEN (1828, pp. 258-259 et 263) les oppose à tous les autres Serpents et, selon

1. Le premier de ces trois caractères a d'abord été vu par E. E. WILLIAMS. Les deux autres ont été découverts par G. UNDERWOOD (comm. manus.).

son curieux système, il leur attribue divers noms traduisant les caractères considérés par lui comme diagnostiques. Il donne le choix entre : *Pholidophides* = « Schuppenschlangen » = Serpents à écailles, par opposition aux Serpents à plaques (ventrales) ou vrais Serpents ; *Chondrites* = « Körnlinge », à cause de leur peau granuleuse ; *Dysgymnophides* = « Halbnaktschlangen » = Serpents demi-nus, à cause de leur faible écaillage (écailles non chevauchantes ou même disjointes) ; ou enfin *Dysgyriophides* = « Halbwinder » = Serpents peu flexibles.

Par ailleurs FITZINGER (1843, p. 25), qui leur reconnaît le rang de famille, les désigne sous le nom de *Nectophes* = Serpents nageurs.

Selon les règles de la nomenclature, ces divers noms, qui ne dérivent pas de celui d'un genre, ne sont pas acceptables pour désigner une famille. Mais l'un d'eux pourrait être éventuellement revalidé si l'on était amené à isoler les Acrochordidae dans une catégorie de rang plus élevée.

Genre **Acrochordus** Hornstedt 1787.

Acrochordus javanicus Hornstedt 1787.

A. javanicus vit dans les canaux, rivières et estuaires de la région orientale (Siam, Cambodge, Cochinchine, Malaisie, Indonésie, Nouvelle-Guinée et N. Queensland). C'est un Serpent essentiellement aquatique, qui se déplace difficilement à terre. Il se nourrit de Poissons (une indication contraire, donnée par N. de ROOIJ, 1917, ne paraît pas être appuyée par des observations concrètes ; elle pourrait être fondée sur une traduction erronée de HORNSTEDT, 1787 : voir BERGMAN, 1958, p. 145).

Les exemplaires de 1,85 m de long ne sont pas rares, mais la taille de 2 m n'est atteinte ou dépassée que très exceptionnellement (voir BERGMAN, 1958).

La morphologie externe est très caractéristique. La tête et le corps sont recouverts de petites écailles presque uniformes, non chevauchantes ; il n'y a pas de plaques céphaliques ou ventrales (pour l'étude de détail de la peau, voir SCHMIDT, 1917). Dans la région moyenne du tronc, on compte 130 à 150 rangées d'écailles : ce chiffre dépasse tout ce que l'on connaît chez les Cœnophidiens : il s'accorde mieux avec les Hénophidiens, où l'on relève aussi des valeurs élevées, notamment chez les Boïdae.

Ce Serpent a fait l'objet de quelques études anatomiques : HAAS, 1931 (myologie céphalique, kinétisme cranien et mécanique masticatoire) et BERGMAN, 1958 (anatomie topographique et biométrie). Mais l'ostéologie est encore mal connue.

La description suivante est fondée sur le matériel préparé au Muséum : deux squelettes complets, correspondant à un adulte (172,5 cm de long, dont 30,5 de queue) et à un jeune proche de l'éclosion (39 cm dont 7 de queue) ; en outre, deux têtes osseuses et quelques vertèbres ont été prélevées sur des individus de tailles intermédiaires.

Le squelette céphalique a déjà été figuré par SCHLEGEL (1837-44, Tab. XVII, fig. 12-14), JAN & SORDELLI (1860, livr. 1, pl. IV) et SMITH (1943,

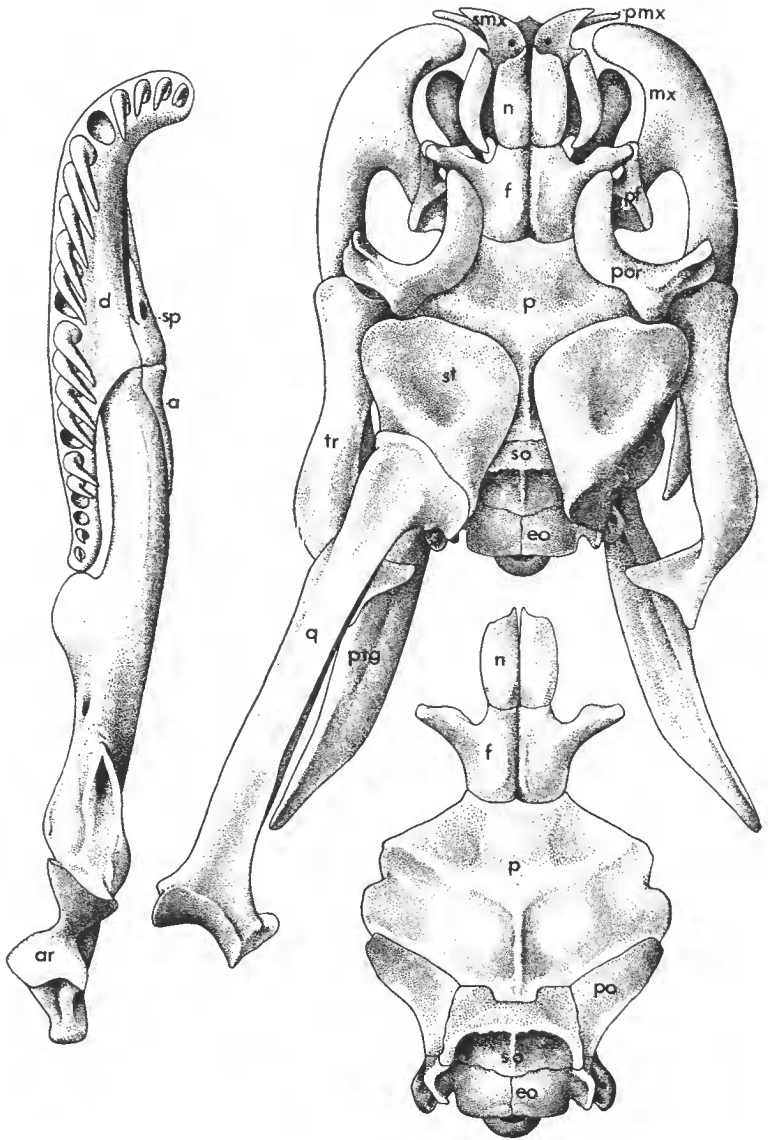


FIG. 1. — Tête osseuse d'*Acrochordus javanicus*, face dorsale, $\times 2$.
Voir le texte pour l'explication des lettres.

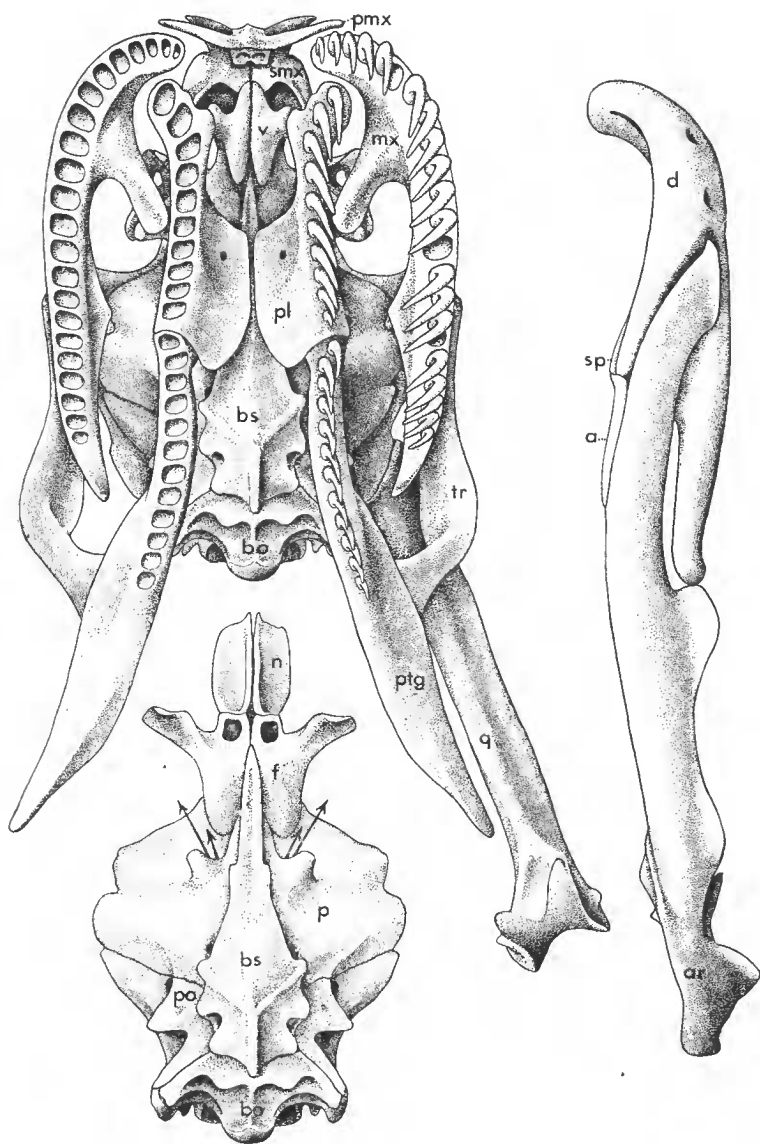


FIG. 2. — Tête osseuse d'*Acrochordus javanicus*, face ventrale, $\times 2$.
Voir le texte pour l'explication des lettres.

fig. 42, p. 130) ; HAAS (1931) a aussi illustré quelques détails. Nous donnons ici de nouvelles figures (fig. 1-3) fondées sur l'exemplaire adulte cité plus haut.

En ce qui concerne les proportions d'ensemble, le trait le plus frappant est l'allongement considérable du quadratum ; corrélativement, la mandibule est beaucoup plus longue que le crâne. Par là *Acrochordus* s'éloigne de tous les Hénophidiens classiques ; il s'accorderait mieux avec les Cœnophidiens et montre même une curieuse convergence avec les Solénoglyphes.

Tous les os ont une morphologie remarquable. Mais leurs caractères varient avec l'âge, les crêtes et les saillies étant plus marquées chez l'adulte.

Le segment occipito-otique comprend, comme chez les autres Serpents, 6 éléments distincts : basioccipital (*bo*), supraoccipital (*so*), 2 exoccipitaux (*eo*) et 2 prootiques (*po*). Les foramens ont la disposition classique des Ophidiens. Particulièrement remarquable est le développement des tubercules exoccipitaux, à la formation desquels participent les exoccipitaux, le basioccipital, et, dans une moindre part, les prootiques : beaucoup plus forts que chez la plupart des autres Serpents¹, ils ne sont pas sans évoquer les tubercules sphénooccipitaux des Sauriens. Sur la face ventrale, le processus basioccipital bilobé rappelle celui de certains Colubridae. Dorsalement, le supraoccipital porte une crête occipitale assez forte. La columella auris (observation de M. SMITH 1943, contrôlée par J. P. GASC, Y. GAYRARD et R. HOFFSTETTER) comporte un disque basal et un bâtonnet extraordinairement court, ce dernier dépassant à peine les bords du recessus scalae tympani.

Le basisphénoïde s. l. (*bs*) est morphologiquement assez proche de celui des Colubroïdes ; il rappelle surtout celui des Elapidae et des Dipsadidae, par son parasphénoïde lancéolé muni d'une gorge ventrale ; mais les processus basiptérygoïdes sont différemment orientés et, surtout, le parasphénoïde ne borde pas le foramen optique.

Le pariétal (*p*) est impair, la fusion étant déjà réalisée à la naissance. Il est remarquablement large et court, un peu comme chez les Viperidae. Chez le jeune, il est globuleux et lisse ; mais il acquiert, chez l'adulte, des lames horizontales antéro-latérales. Un caractère notable (qui sépare les Acrochordidae de tous les autres Serpents) concerne la disposition du foramen optique, lequel perfore le pariétal en arrière de la suture frontopariétale et au-dessus de la suture pariéto-parasphénoïdale (observation faite d'abord par E. E. WILLIAMS et communiquée à G. UNDERWOOD). En fait, chez *Acrochordus*, on observe de chaque côté un double foramen : l'un des orifices (antéro-ventral) est le vrai foramen optique ; l'autre correspond probablement aux nerfs oculo-moteurs. Chacun de ces paires de foramens est masquée ventralement par une lèvre du pariétal.

Les frontaux (*f*) sont relativement petits. Comparés à ceux des autres Serpents, ils se singularisent par trois caractères : présence d'un processus antéro-latéral qui soutient le préfrontal ; développement d'une cloison sagittale beaucoup plus longue que chez les autres Ophidiens ; non-participation du frontal à la bordure du foramen optique.

1. Parmi les autres serpents observés, seul *Xenodon severus* possède des tubercules exoccipitaux aussi puissants.

Les postorbitaux (*por*) se prolongent au-dessus des orbites le long des frontaux ; il est probable qu'ils ont englobé chacun un élément supra-orbitaire (souvent interprété comme un post-frontal), le même que l'on connaît chez certains Boïdae (Pythoninae) et Colubridae (« Xenoderminae » de СМІТН, 1939).

Les préfrontaux (*pf*) sont suspendus aux processus antéro-latéraux des frontaux. Toute leur partie antérieure est atrophiée ; ils sont réduits à la lame postérieure, perforée par un grand foramen lacrymal (en position remarquablement haute) et prolongée vers le bas par un processus qui supporte tout l'appareil maxillo-palatin, grâce à un contact avec le processus latéral du palatin (celui-ci, à son tour, soutient le processus mésial du maxillaire).

Les nasaux (*n*), également petits, ont leurs bords latéraux convexes.

Le prémaxillaire (*pmx*), édenté, est formé essentiellement par une baguette transversale (d'où l'aspect camus du museau) ; son processus nasalis, atrophié, a perdu tout contact avec les nasaux ; le processus vomerinus, court et large, est perforé par deux foramens.

Les septomaxillaires (*smx*) ont un développement important. Ils émettent vers l'avant deux pointes lamelleuses qui débordent le prémaxillaire. Ils forment aussi deux lames latérales qui se recourbent vers le haut et atteignent presque les nasaux : ainsi les fosses nasales sont protégées par une ceinture osseuse presque complète, et s'ouvrent vers l'avant.

Les vomers (*v*) forment avec les précédents la cavité où se loge l'organe de Jacobson. Assez courts, ils évoquent surtout ceux des Colubroïdes par leurs proportions.

Les maxillaires (*mx*), fortement arqués, portent chacun 20 à 23 insertions dentaires, le plus souvent 22. Le processus palatin, remarquablement long, s'attache sous le processus latéral du palatin et n'a pas de contact direct avec le préfrontal. L'os présente, au niveau de l'extrémité antérieure du transverse, un léger élargissement (ébauche du processus ectoptérygoïde, lequel n'est bien développé que chez les Colubroïdes). Plus en arrière, le maxillaire s'infléchit vers le bas et n'est plus en contact avec le transverse.

Les transverses (*tr*) ou ectoptérygoïdes, lamelleux, comportent une partie antérieure allongée au-dessus du maxillaire ; plus en arrière, ils se coudent vers l'intérieur pour s'articuler avec les ptérygoïdes.

Les palatins (*pl*) portent chacun 10 dents ou insertions. Au milieu du bord externe, un processus latéral s'articule dorsalement avec le préfrontal, ventralement avec le maxillaire. Du côté interne, un processus mesialis lamelleux occupe la moitié postérieure de l'os ; il est perforé par un petit foramen ; plus en avant, un processus antéro-interne (particulier) vient au contact du vomer.

Les ptérygoïdes (*ptg*) portent chacun 12 insertions dentaires (parfois jusqu'à 14). Ils n'atteignent pas vers l'arrière l'articulation quadrato-mandibulaire (on retrouve la même particularité chez les Dipsadidae). Morphologiquement, l'os évoque surtout les Colubroïdes.

Les supratemporaux (*st*) sont remarquablement amples, largement appliqués sur la boîte crânienne. Par contre leur processus postérieur

est très court et ne dépasse pas le bord de l'exoccipital (caractère assez exceptionnel chez les Serpents, mais que l'on retrouve par exemple chez le Vipéridé *Bitis*).

Les quadrata (*q*) sont extraordinairement longs, plus même que chez la plupart des Viperidae, reportant très en arrière l'articulation quadrato-mandibulaire.

Chaque branche mandibulaire, très allongée, comporte 4 éléments osseux. L'articulaire s.l. (*ar*), qui a englobé le préarticulaire et le supra-angulaire, porte en arrière une fosse mandibulaire très courte, dans laquelle

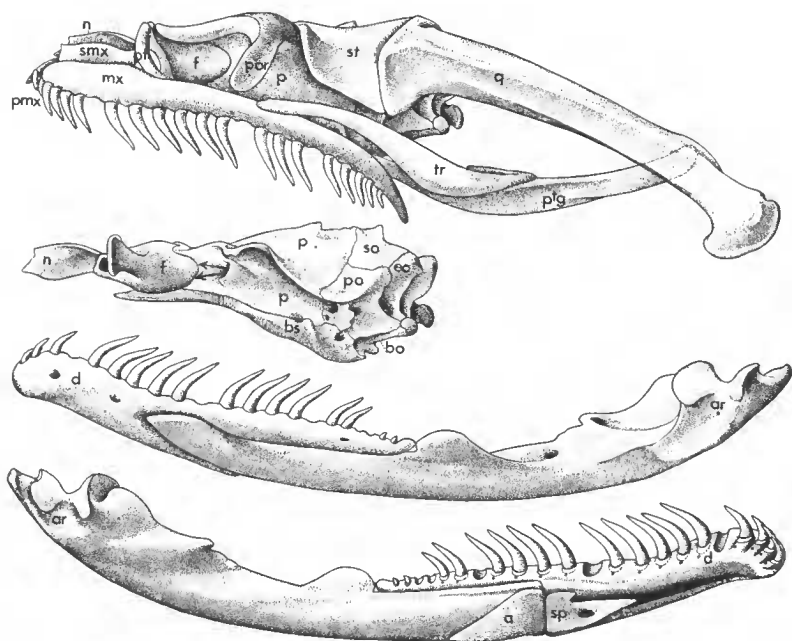


FIG. 3. — Tête osseuse d'*Acrochordus javanicus*, face latérale, $\times 1,6$.

s'ouvre le canal de Meckel ; plus en avant débouche le foramen supra-angulaire, en position très reculée ; encore plus en avant, dans le prolongement de la crête supraangulaire, l'os porte un processus lamelleux que SCHLEGEL (1837, p. 427) a nommé apophyse coronoïde ; la partie antérieure de l'os, en forme de baguette allongée, évoque les Cænophidiens, mais aussi les Xenopeltidae, parmi les Hénophidiens.

Le dentaire (*d*) a un corps très recourbé, prolongé vers l'arrière par deux processus : l'un, ventral, court, et l'autre, dorsal, allongé ; ce dernier, qui prolonge le bord alvéolaire, se détache de l'articulaire s.l. en une disposition qui rappelle celle des Xenopeltidae et celle de rares Colubridae (*Sibynophis* = *Polyodontophis*) et Viperidae (*Causus*). Sur la face interne, le sillon de Meckel est ouvert jusqu'à la symphyse (caractère d'Hénophi-

dien). Sur la face externe, le dentaire porte 3 foramens (2 en avant, 1 en arrière de l'extrémité du sinus supraangulaire) alors que la presque totalité des autres Serpents n'ont qu'un foramen mentale. L'os porte généralement 22 insertions dentaires, mais le nombre peut varier de 21 à 24.

L'angulaire (*a*) a la forme d'une petite lame triangulaire, très courte ; il est dépourvu de foramen.

Le splénial (*sp*), lui aussi triangulaire, a son bord supérieur échancré (comme chez les Hénophidiens) ; de plus, il conserve un foramen, qui, parmi les Serpents, ne se retrouve que chez les Hénophidiens (quelques Boïdae, Anilidae et Uropeltidae). Cette morphologie primitive parle contre le maintien des Acrochordidae parmi les Cænophidiens.

Dans l'ensemble, la mandibule évoque d'une part celle des Colubroïdes, d'autre part celle des Xenopeltidae ; elle est différente de celle des autres Booïdes.

Les vertèbres d'*Acrochordus* ont été à peine étudiées jusqu'ici. ROCHEBRUNE (1881, p. 203 et pl. XIV, fig. 6) en a donné une description assez déficiente et a figuré une dorsale antérieure.

Les deux squelettes complets ici étudiés comptent 258 vertèbres, mais chez l'un (adulte) il y a 187 précloacales, 4 cloacales (à lymphapophyses) et 67 caudales ; chez l'autre, les chiffres correspondants sont 178, 5 et 75. Il pourrait s'agir d'une différence sexuelle, mais nous n'avons pas pu le contrôler.

Les caractères morphologiques essentiels apparaissent dans la fig. 4, où sont illustrées 3 vertèbres dorsales (n^{os} 25, 75 et 150) et une caudale antérieure (n^o 194) du spécimen adulte. De plus, un graphique (fig. 5) résume une étude biométrique de l'ensemble de la colonne vertébrale : en abscisses sont portés les numéros d'ordre des vertèbres (les vertèbres cloacales sont repérées par des traits verticaux) ; en ordonnées, les logarithmes (base 10) des mesures suivantes ¹ :

C : longueur utile du centrum (du fond du cotyle au sommet du condyle).

A : longueur totale de l'arc neural.

L : largeur maxima (sur processus prézygapophysaires).

L' : largeur mesurée sur bords externes des facettes prézygapophysaires.

lm : largeur minima de l'arc neural.

Cd : largeur du condyle.

Z : largeur du zygosphène.

ZP : hauteur, du sommet du zygosphène à l'extrémité inférieure des parapophyses (ou des pleurapophyses dans les vertèbres caudales).

NH : hauteur, du bord antéro-supérieur de la neurépine à l'extrémité de l'hypapophyse (ou des hæmapophyses caudales).

Ncd : hauteur, du bord antéro-supérieur de la neurépine au bord inférieur du condyle.

1. L'usage d'une échelle logarithmique facilite la comparaison de Serpents de tailles différentes.

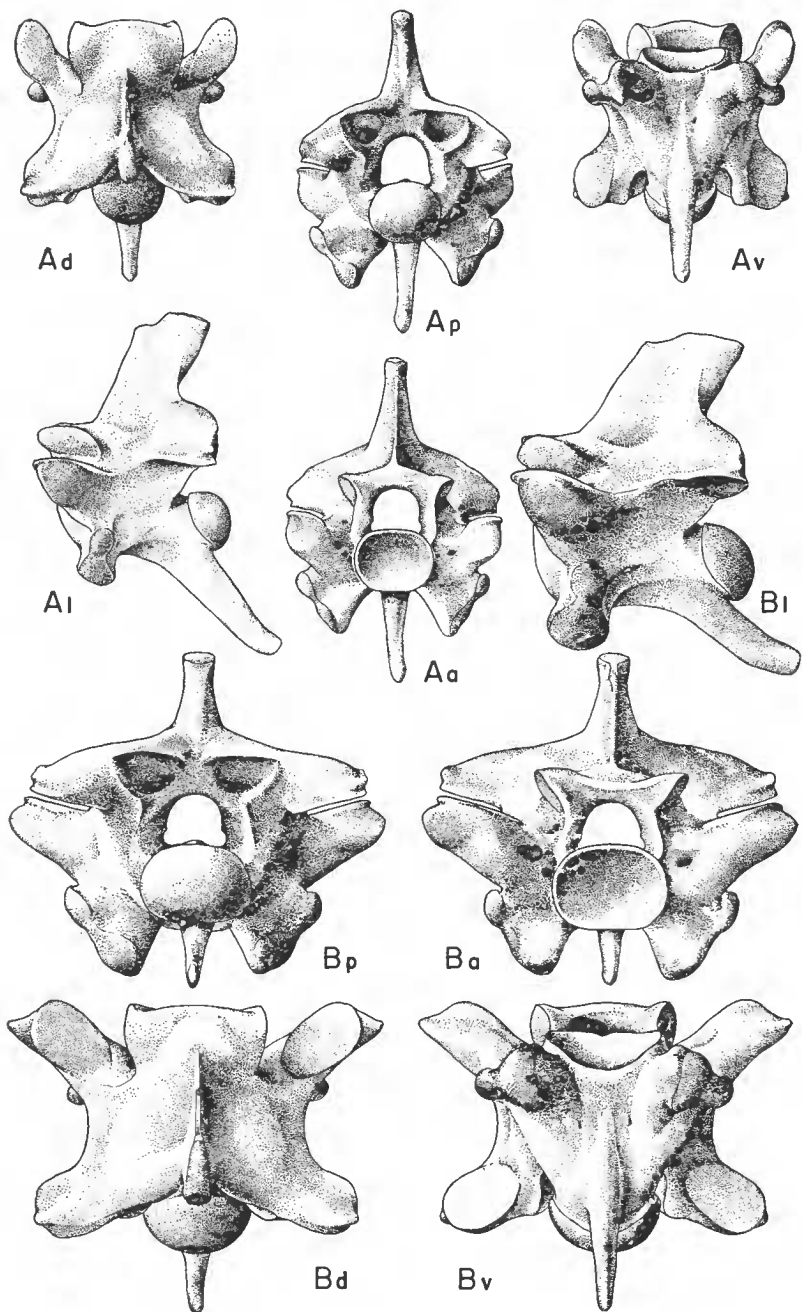


FIG. 4-a. — Vertèbres d'*Acrochordus javanicus*, $\times 2,5$.

A, dorsale antérieure (n° 25) ; B, dorsale moyenne (n° 75).

Faces antérieure (a), postérieure (p), dorsale (d), ventrale (v) et latérale (l).

H : longueur de l'hypapophyse (ou des hœmapophyses caudales) estimée par différence entre les deux dimensions précédentes.

On notera que les courbes débutent généralement à la vertèbre n° 3, exceptionnellement à l'axis.

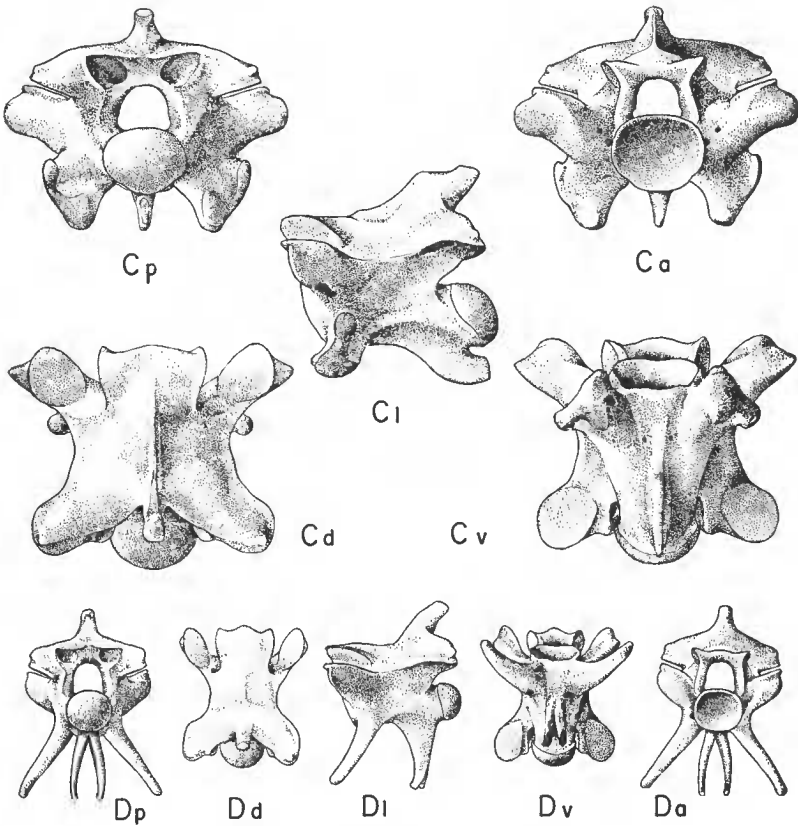


FIG. 4-b. — Vertèbres d'*Acrochordus javanicus*, $\times 2,5$.

C, dorsale postérieure (n° 150) ; D, caudale antérieure (n° 194).

Faces antérieure (a), postérieure (p), dorsale (d), ventrale (v) et latérale (l).

Dans la partie moyenne du tronc, les vertèbres sont relativement courtes, larges et assez basses ; le toit de l'arc neural est surbaissé de façon caractéristique. Vers l'avant du tronc, les vertèbres s'élèvent ; vers l'arrière, elles s'allongent et s'abaissent. La région cloacale correspond à un raccourcissement marqué, suivi, dans la région caudale, par une nouvelle elongation. (A noter que, chez le jeune, les vertèbres sont relativement plus courtes que chez l'adulte).

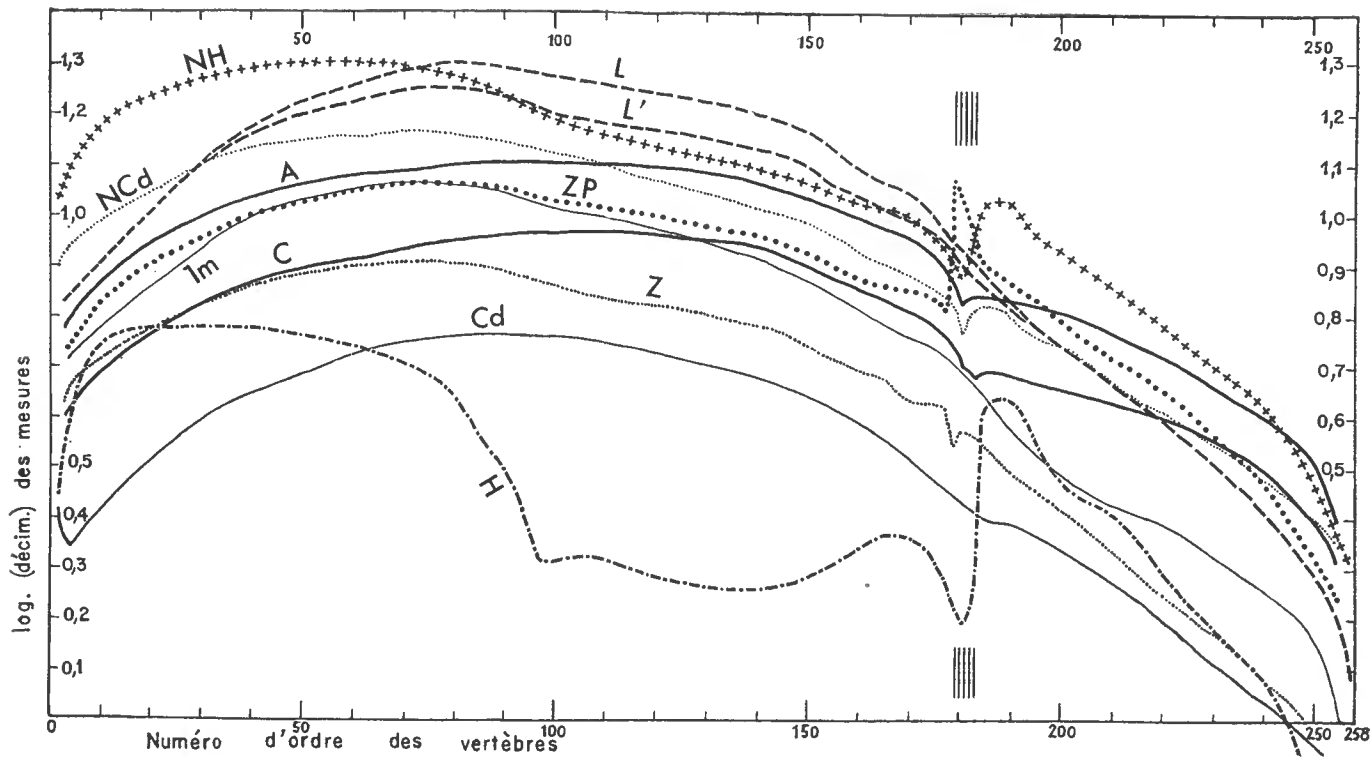


FIG. 5. — Étude biométrique de la colonne vertébrale d'*Acrochordus javanicus* (voir texte).

Le centrum est tronconique, élargi vers l'avant ; sa face ventrale est mal délimitée latéralement (en d'autres termes, les margines inferiores ne sont pratiquement pas différenciées). Le condyle, de taille moyenne, plus large que haut, est incliné. Des hypapophyses sont développées tout au long du tronc ; mais le diagramme de la fig. 5 permet de distinguer plusieurs régions : jusqu'à la vertèbre n° 96, les hypapophyses sont relativement longues¹ ; leur taille reste ensuite presque constante ; elles montrent enfin une légère élongation en avant du cloaque. Dans la région caudale, elles sont remplacées par deux hœmapophyses séparées jusqu'à la base.

Les articulations costales sont fortes, très écartées l'une de l'autre et occupent une position basse (caractère de *Serpent nageur*). Chacune comprend une diapophyse en bouton et une parapophyse réniforme. Il n'y a pratiquement pas de processus parapophysaire : plus exactement la parapophyse ne dépasse pas vers le bas les bords de sa surface articulaire ; tout au plus observe-t-on, dans les vertèbres dorsales postérieures, un très léger saillant antérieur. C'est là une disposition remarquable, contrastant avec celle des *Cænophidiens*, où la présence d'hypapophyses tout au long du tronc s'accompagne du développement considérable de processus parapophysaires.

Le zygosphène, comparé au condyle, est relativement large dans les vertèbres antérieures ; il diminue progressivement vers l'arrière (à noter cependant que, chez le jeune, il est relativement plus large, comme l'est aussi le canal neural). Ce zygosphène a son bord antérieur concave dans les premières vertèbres, puis rectiligne et enfin trilobé (par développement d'une lèvre médiane) dans les vertèbres postérieures.

Les prézygapophyses sont munies d'un processus prézygapophysaire, particulièrement saillant depuis la vertèbre n° 30 jusque dans la région caudale antérieure. Ce processus est comprimé antéro-postérieurement, de sorte qu'il se termine par un tranchant vertical. C'est là une morphologie très particulière, propre aux *Acrochordidae*. Les postzygapophyses sont surmontées par un saillant (pincement dorsal du toit de l'arc neural) petit, mais constant.

La neurépine est remarquable ; elle comprend une partie postérieure épaisse (contenant de l'os spongieux) prolongée vers l'avant par une lame mince et translucide, qui reste en contrebas de la précédente ; de sorte que le bord dorsal de la neurépine a un profil en escalier. Dans la région dorsale antérieure, cette neurépine est haute et redressée ; ensuite elle s'abaisse et se couche vers l'arrière ; enfin, dans la région caudale (comme aussi dans les toutes premières dorsales) la lame mince antérieure disparaît et la neurépine se réduit à un bâtonnet plus ou moins long, couché vers l'arrière.

Les foramens vertébraux méritent une mention particulière. Les foramens subcentraux sont à peu près constants, mais toujours petits. Les

1. On peut ainsi distinguer dans le rachis une région antérieure, apparemment homologue de celle qui, chez d'autres *Serpents*, est seule à porter des hypapophyses. Il est intéressant de noter que, chez *Acrochordus*, cette région est particulièrement longue (environ la moitié du tronc), et qu'en même temps le cœur occupe une position exceptionnellement reculée (voir BERGMAN 1958). Les deux caractères sont probablement corrélatifs.

foramens latéraux sont absents (alors qu'ils sont pratiquement constants chez tous les Hénophidiens et Cænophidiens). Dans le fond du zygantum s'ouvrent des orifices relativement grands. De chaque côté du cotyle, on observe toujours des foramens, désignés ici comme « paracotyliens », particulièrement grands et souvent doubles (ces mêmes foramens, mais souvent plus petits, se rencontrent chez les Viperidae, les Elapidae et Hydrophiidae, beaucoup de Colubridae et quelques Boïdae¹; ils sont absents chez les autres Serpents). Enfin, *Acrochordus* présente constamment, de chaque côté de la base du zygosphène, des foramens particuliers (ici désignés comme « parazygosphéniens »), qui paraissent propres au genre.

Comparées à celles des Cænophidiens, les vertèbres dorsales d'*Acrochordus* rappellent surtout les Viperidae, par leurs proportions et leur forme générale, par la présence d'hypapophyses tout au long du tronc, par la forme surbaissée de l'arc neural, par l'absence de carènes de chaque côté de la face subcentrale, et enfin par la présence constante de foramens paracotyliens. Elles s'en distinguent cependant par la forme particulière de la neurépine et des processus prézygapophysaires, par la réduction des processus parapophysaires, par la petitesse du condyle, par la présence de foramens parazygosphéniens et l'absence de foramens latéraux.

Comparées à celles des Hénophidiens, ces mêmes vertèbres contrastent fortement avec celles des Boïdac. Elles s'accordent mieux avec celles des Aniliidae et Xenopeltidae, dont elles diffèrent essentiellement par les hypapophyses développées jusqu'au cloaque, par la forme particulière de la neurépine et des processus prézygapophysaires, par la présence de foramens paracotyliens et parazygosphéniens, et par l'absence de foramens latéraux.

Les côtes d'*Acrochordus* (et celles de *Chersydrus*) rappellent surtout celles des Boïdae, par leur surface articulaire large, non échancrée par une fossette ligamentaire (différence avec les Cænophidiens); mais elles se distinguent par la réduction du processus tuberculiforme. De plus, elles présentent, sur la face antérodorsale de leur extrémité proximale, un foramen bien développé et constant (on le retrouve aussi, il est vrai, chez les Hydrophiidae, où sa position est d'ailleurs très variable).

Il n'y a pas trace de squelette appendiculaire.

Genre *Chersydrus* Cuvier 1817.

Chersydrus granulatus (Schneider 1799).

Ce Serpent a toujours été reconnu proche du précédent, au point que, dès 1802, SHAW en avait décrit un individu sous le nom d'*Acrochordus fasciatus*. Cependant SCHNEIDER (1799) et à sa suite CUVIER (1817) le croyaient venimeux, et c'est pourquoi le dernier auteur a créé pour lui

1. Parmi les Boïdae actuels, je n'ai observé ces foramens que chez les genres *Constrictor*, *Enygrus* et *Tropidophis*.

un genre propre, *Chersydrus*. Nous verrons plus loin que cette séparation, fondée sur un caractère erroné, est en réalité justifiée par des différences ostéologiques.

Chersydrus granulatus n'atteint que 1 m de longueur totale. Également aquatique et piscivore, il est plus marin que le précédent. Il occupe la même aire de répartition, mais il s'étend plus à l'W (jusqu'à Bombay) et plus à l'E (jusqu'aux Iles Salomon).

Extérieurement, il ressemble beaucoup à *Acrochordus*, notamment par son écaillage. Cependant, on ne compte pas plus de 100 rangées d'écailles autour du corps ; la queue est relativement plus courte et plus comprimée ; les yeux sont plus latéraux ; les narines sont dirigées vers le haut (et non vers l'avant).

L'ostéologie n'a pas encore été décrite en détail : BOULENGER (1893, vol. I, p. 172) a donné une figure assez schématique de la tête osseuse ; les vertèbres ont été étudiées biométriquement par JOHNSON (1955) qui n'a cependant pas publié les résultats correspondants.

De mon côté, j'ai pu examiner le squelette complet d'un individu relativement petit (47 cm de long dont 5,5 cm de queue), 4 vertèbres prélevées sur un spécimen complètement adulte (85 cm dont 9,5 de queue, voir fig. 6 A B C D) et une tête osseuse correspondant à un exemplaire d'environ 80 cm de long (quelques éléments figurés ici, fig. 6 E F G H I).

La tête osseuse est fondamentalement construite comme celle d'*Acrochordus*. Elle présente cependant quelques différences remarquables :

a) les dents sont moins nombreuses : chacune des trois séries (maxillaire, palato-ptérygoïde et mandibulaire) compte généralement 15 insertions dentaires, au lieu de 22 chez *A. javanicus* ;

b) le foramen optique perfore ici aussi le pariétal, mais il n'est pas dédoublé ; il sert apparemment de passage au nerf optique et aux oculomoteurs ;

c) le parasphénoïde (fig. 6 F) est une simple baguette sans sillon ventral ;

d) les nasaux (fig. 6 E) sont échancrés antéro-latéralement, de sorte qu'ils forment une pointe antérieure ;

e) les septomaxillaires (fig. 6 E), moins développés vers l'avant, ont leurs lames latérales réduites à un simple relief, de sorte que les fosses nasales sont beaucoup moins protégées (ce caractère et le précédent sont corrélatifs de l'ouverture des narines vers le haut) ;

f) le préxamillaire n'a plus de processus vomerinus et son processus nasalis a une forme différente ;

g) le maxillaire (fig. 6 G) ressemble beaucoup à celui d'*Acrochordus*, mais son processus palatin, plus développé vers l'arrière, atteint presque le niveau du processus ectoptérygoïde ;

h) le transverse (ectoptérygoïde) a sa partie moyenne plus cylindrique, moins lamelleuse ;

i) le quadratum (fig. 6 H) est moins tordu, plus plat dorsalement et son extrémité proximale est beaucoup plus étalée ;

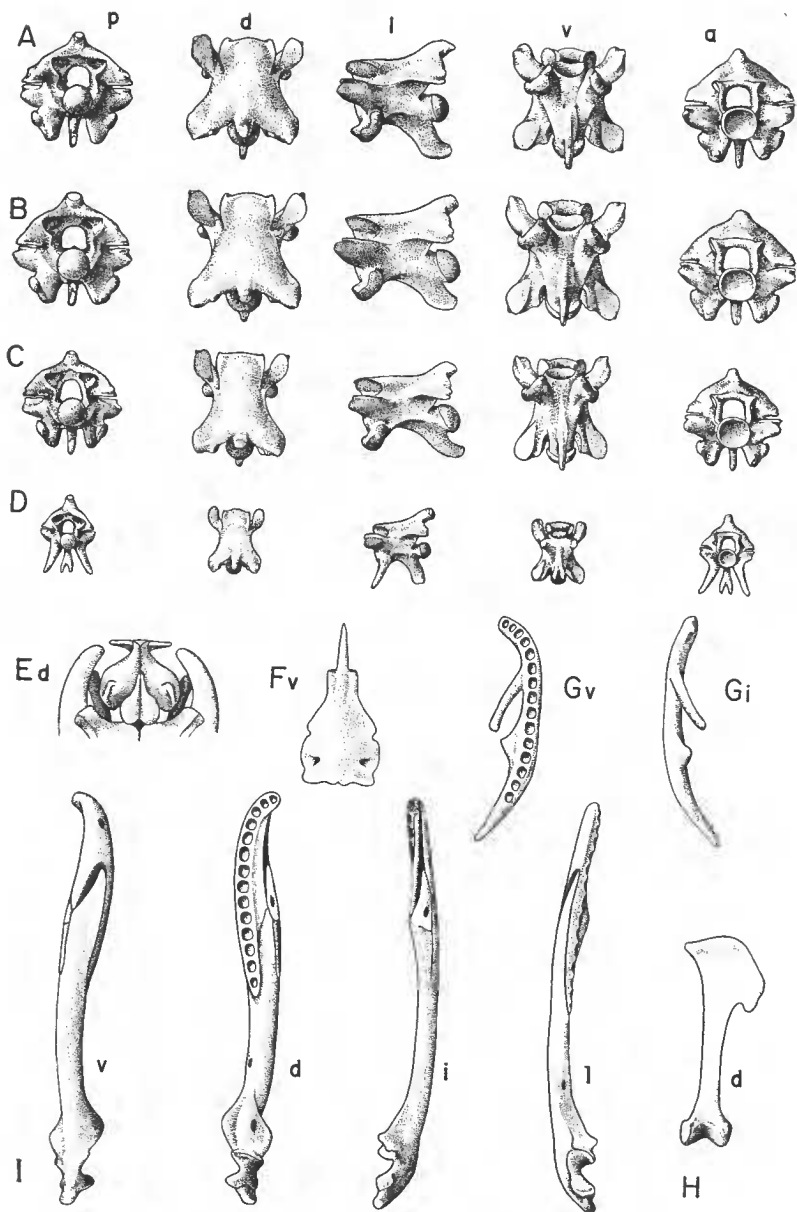


FIG. 6. — Éléments squelettiques de *Chersydrus granulatus*, $\times 2,5$.

A, vertèbre dorsale antérieure ; B, vertèbre dorsale moyenne ; C, vertèbre dorsale postérieure ; D, vertèbre caudale ; E, nasaux, septomaxillaires et prémaxillaire ; F, basisphénoïde ; G, maxillaire ; H, quadratum ; I, branche mandibulaire.

Faces antérieure (a) postérieure (p), dorsale (d), ventrale (v), interne (i), latérale (l).

j) la mandibule (fig. 6 I) a le même style général, mais il n'y a pas d'apophyse coronôide ; les deux lèvres de la fosse mandibulaire sont plus saillantes latéralement ; le splénial est également perforé par un foramen, mais son bord supérieur n'est pas échancré ; le dentaire ne porte qu'un foramen mentale, et son processus postéro-dorsal est appliqué contre l'articulaire s.l.

Le seul squelette complet observé (non adulte) compte 257 vertèbres, soit 207 précloacales, 5 cloacales et 45 caudales : il apparaît donc que la brièveté de la queue, déjà signalée, correspond à un déplacement vers l'arrière de la région cloacale.

Les fig. 6 A-D illustrent 4 vertèbres d'un exemplaire adulte ; elles correspondent respectivement aux régions dorsale antérieure, dorsale moyenne, dorsale postérieure et caudale antérieure, sans qu'il soit possible de préciser leur numéro d'ordre dans le rachis. Nous n'avons pas fait d'étude biométrique, faute de pouvoir la réaliser sur un individu adulte.

Dans l'ensemble, comparées à celles d'*Acrochordus*, les vertèbres dorsales de *Chersydrus* apparaissent plus allongées, les zygapophysies sont moins transversales, la neurépine est plus réduite (en fait, celle de *Chersydrus* correspond à la partie postérieure de celle d'*Acrochordus*).

Au total, en ce qui concerne l'arc neural, les vertèbres dorsales de *Chersydrus* rappellent surtout les vertèbres caudales d'*Acrochordus*. On aurait pu se demander si *Chersydrus* ne correspondrait pas à un stade juvénile d'*Acrochordus*, mais nous avons vu qu'au contraire les vertèbres de ce dernier sont encore plus courtes chez le jeune, et qu'on peut distinguer très précocement les divers traits caractéristiques du genre.

Chez *Chersydrus*, les processus prézygapophysaires sont moins comprimés, moins saillants, et ont une direction moins transversale. Le zygosphène est plus haut et reste relativement large, même dans la partie postérieure du corps. Le condyle est relativement plus petit. Le toit de l'arc neural est plus élevé. Les parapophysies sont comparables, avec cependant une tendance plus marquée au développement d'un léger saillant antérieur (ébauche d'un processus parapophysaire). Il n'y a pas de foramens parazygosphéniens, mais les autres foramens sont les mêmes ; on note en particulier l'absence de foramens latéraux et la présence constante de grands foramens paracotyliens.

Les vertèbres caudales ont une morphologie très comparable à celle d'*Acrochordus*, sauf pour les hœmapophysies qui sont longuement réunies à la base, de sorte que chaque paire apparaît comme une baguette fourchée.

Dans l'ensemble, les vertèbres de *Chersydrus* rappellent surtout celles des Hénophidiens fousseurs (*Aniliidae* et *Xenopeltidae*), ces dernières se distinguant essentiellement par la disparition des hypapophysies dans la région moyenne et postérieure du tronc, par la réduction encore plus marquée de la neurépine, et aussi par les différences déjà relevées sur les foramens vertébraux.

CONCLUSIONS.

1) Chez les Serpents, les caractères squelettiques sont très homogènes à l'intérieur d'un genre et souvent dans toute une sous-famille. Les différences ostéologiques relevées entre *Acrochordus* et *Chersydrus* justifient donc amplement leur séparation générique.

2) Cependant, les deux genres forment un groupe naturel très isolé, qui a la valeur d'une famille : Acrochordidae.

3) Les caractères invoqués par G. UNDERWOOD (voir plus haut) pour proposer le rattachement des Acrochordidae aux Hénophidiens nous paraissent significatifs. Le même auteur (manusc. 1963) tendait même à les rapprocher des Boïdae en tenant compte du fait qu'ils ont en commun avec ceux-ci l'extension intrapulmonaire de la trachée et la simplification de la musculature masticatrice (absence du m. levator anguli oris). Nous venons de voir que les caractères squelettiques ne parlent pas en faveur d'un tel rapprochement. Si l'on admet l'appartenance des Acrochordidae aux Hénophidiens (ce qui semble parfaitement légitime), il faut les considérer comme une famille très spécialisée, peut-être apparentée aux Xenopeltidae (vertèbres et mandibule) ou aux Aniliidae (vertèbres), mais spécialisée dans une voie toute différente. Ce serait cette spécialisation qui expliquerait certaines convergences avec les Cænophidiens.

Institut de Paléontologie du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGMAN (R.A.M.), 1958. — The anatomy of the Acrochordinae, I-IV. *Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam, Proc.*, ser. C, **61**, pp. 145-184, fig. 1-17.
- BONAPARTE (C. L.), 1831 a. — Saggio di una distribuzione metodica degli Animali Vertebrati. *Giorn. Arcad. Sci. Lett. Arti* (Roma), **49**, pp. 3-77.
- 1831 b. — Saggio d'una distribuzione metodica degli Animali Vertebrati a sangue freddo. *Ibid.*, **52**, pp. 129-209.
- Nota.* Il existe des tirés-à-part des deux articles précédents, séparés ou combinés, parfois recomposés.
- 1838. — Synopsis Vertebratorum Systematis. *Nuovi Ann. Sc. Nat.* (Bologna), Anno I, **2**, pp. 105-133
- 1838-41. — A new Systematic Arrangement of Vertebrated Animals. *Trans. Linn. Soc. London*, **18**, pp. 247-304.
- 1840. — Systema Vertebratorum. In-4°, 58 p., London (R. & J. E. Taylor). — Tiré à part du précédent.
- BOULENGER (G. A.), 1890. — Fauna of British India, including Ceylon and Burma, Reptilia and Amphibia. In-8°, xviii + 541 p., 142 fig., London (Taylor & Francis).

- BOULENGER (G. A.), 1893. — Catalogue of the Snakes in the British Museum (Nat. Hist.), vol. I, XIII + 448 p., fig., pl. I-XXVIII.
- COPE (E. D.), 1864. — On the Characters of the higher groups of Reptilia Squamata — and especially of the Diploglossa. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, **16**, pp. 224-231.
- 1886. — An analytical table of the genera of Snakes. *Proc. Amer. Phil. Soc.* (Philadelphia), **23**, pp. 479-499.
- CUVIER (G.), 1817. — Le Règne animal distribué d'après son organisation, **2**, XVIII + 532 p. Paris (Deterville).
- DUMÉRIL (A.M.C.), BIBRON (G.) & DUMÉRIL (A.), 1854. — Erpétologie générale ou Histoire Naturelle complète des Reptiles. **7** (1), Paris (Roret).
- FITZINGER (L.), 1843. — Systema Reptilium. Fasc. I. Amblyglossae. 1 vol., 106 + IX p., Vindobonae (Braunmüller & Seidel).
- HAAS (G.), 1931. — Ueber die Morphologie der Kiefermuskulatur und die Schädelmechanik einiger Schlangen. *Zool. Jahrb.* (Jena), Abt. *Anat. Ontog.*, **54**, pp. 333-416, fig. 1-51.
- HORNSTEDT (C. F.), 1787. — Beskrifning på en Ny Orm från Java. *Kongl. Vet. Acad. Nya Handl.*, **8** (för 1787), pp. 306-308, Tab. XII. Stockholm.
- JAN (G.), 1863. — Elenco sistematico degli Ofidi. 1 vol., 143 p., Milano (Tip. Lombardi).
- JAN (G.) & SORDELLI (F.), 1860. — Iconographie générale des Ophidiens. 1^{re} livraison. Paris (J.-P. Baillière).
- JOHNSON (R. G.), 1955. — The adaptative and phylogenetic significance of vertebral form in Snakes. *Evolution*, **9**, pp. 367-388, fig. 1-5, 6 tables.
- RITGEN (F. A.), 1828. — Versuch einer natürlichen Eintheilung der Amphibien. *Nova Acta phys.-med. Acad. Caes. Leop. Carol. nat. curios*, **14**, pp. 245-284.
- ROCHEBRUNE (A. T. de), 1881. — Mémoire sur les vertèbres des Ophidiens. *Journ. Anat. Physiol.* (Robin et Pouchet), 17^e Ann., pp. 185-229, pl. XIV-XV.
- ROOIJ (N. DE), 1917. — The Reptiles of the Indo-Australian Archipelago, II. Ophidia. 1 vol. xiv + 334 p., 117 fig. Leiden (E. J. Brill).
- SCHLEGEL (H.), 1837. — Essai sur la physionomie des serpens. 2 t. en 1 vol. in-8°, xxviii + 606 + xvi p. et 1 atlas in-f°, 20 pl., 3 cartes et 8 tabl. La Haye (J. Kips, J. Hz. et W. P. van Stockum).
- 1837-1844. — Abbildungen neuer oder unvollständig bekannter Amphibien. 1 vol. xiv + 141 p. et 1 atlas 50 pl. Dusseldorf (Arnz & C°).
- SCHMIDT (W. J.) 1917. — Studien am Integument der Reptilien. VIII Ueber die Haut der Acrochordinen. *Zool. Jahrb.* (Jena), Abt. *Anat.*, **40**, pp. 155-202, fig. A-N, Taf. 4-5.
- SCHNEIDER (J. G.), 1799. — Historiae Amphibiorum. 2 t. en 1 vol. in-8° (xiii + 374 et vi + 368 p.). Jenae (J. Frommann).
- SHAW (G.), 1802. — General Zoology, **3**. pt. 2, pp. 313-615, pl. 87-140.

- SMITH (M. A.), 1939. — A revision of the Acrochordinae (Snakes). *Ann. Mag. Nat. Hist.* (London), ser. 11, 3, pp. 393-395.
- 1943. — The fauna of British India, Ceylon and Burma... Reptilia and Amphibia, 3 Serpentes, XII + 583 p., 166 fig. London (Taylor & Francis).
- WALL (F.), 1921. — Ophidia Taprobanica, or the Snakes of Ceylon. 1 vol. in-8°, XXII + 581 p., 98 fig., 1 carte. Colombo (H. R. Cottle).